

Cycles d'activité comparés de populations de diplopodes édaphiques dans un écosystème forestier tempéré

Jean-Jacques GEOFFROY * & Marie-Louise CÉLÉRIER **

* CNRS, Muséum National d'Histoire Naturelle, IEGB, Laboratoire d'Ecologie Générale
4, avenue du Petit Château F-91800 Brunoy, France

** Université Pierre & Marie Curie, Boîte 6, UFR Sciences de la Vie, Bât. A
4, place Jussieu F-75252 Paris Cedex 05, France

RÉSUMÉ

Le cycle d'activité de cinq espèces du peuplement de diplopodes édaphiques d'un écosystème forestier du Bassin Parisien (Station Biologique de Foljuif, Seine-et-Marne, France) a été suivi à l'aide de pièges d'interception durant plusieurs années. Cette étude permet de déterminer l'importance relative des fractions adultes et juvéniles des populations dans les couches supérieures de litière (couche L et couche F) au cours des diverses périodes caractérisant le cycle annuel. Outre la mise en évidence des phases successives de colonisation des nouvelles couches de litière par des populations fonctionnellement complémentaires, cette approche, qui prend en compte les variations interannuelles, conduit à sélectionner les catégories d'individus qui interviennent de manière fondamentale dans l'organisation d'un groupe fonctionnel de "macrodiplopodes saprophages".

ABSTRACT

Compared Activity Cycles of Millipede Populations in a Temperate Woodland Ecosystem.

The activity cycle of five species mainly representative of the edaphic millipede community have been investigated in a temperate woodland ecosystem belonging to the Fontainebleau Forest (Foljuif Biological Station, Seine-et-Marne, France). The research has been conducted using Barber Pitfall Traps (PT) during several successive years. This study allows to estimate the relative importance of the adult and juvenile fractions of specific populations acting in the upper litter layers of the Oak (*Quercus petraea*) and Hornbeam (*Carpinus betulus*) forest (L layer and F layer). The situation has been examined during the characteristic successive periods of the annual cycle. This investigation contributes to distinguish obvious steps in the colonization of recently fallen leaves by millipede populations and individuals, showing complementary ecological functions and migrating activity in the litter layers. Considering interannual variations, it is possible to select individuals that play an important role in the composition and organization of a "fonctionnal saprophagous macro-diplopod group". The investigated species are two short-cycle ones : *Melogona gallica* (Latzel) and *Polydesmus angustus* Latzel, and three long-lived ones: *Glomeris marginata* (Villers), *Cylindroiulus punctatus* (Leach) and *Allajulus nitidus* (Verhoeff).

INTRODUCTION

De nombreux types de pièges, de conception et de forme variées, ont été employés pour la capture qualitative et semi-quantitative des invertébrés (PARK, 1935 ; JOOSE & KAPTEIJN, 1968 ; LE BERRE, 1969 ; SOUTHWOOD, 1978 ; DRACH *et al.*, 1981 ; PANTIS *et al.*, 1988). Dans le cas des Macroarthropodes terrestres de forêt tempérée, on utilise le plus souvent des pièges d'interception constitués de pots enfoncés dans le sol, dérivés de la technique mise au point par BARBER (1931) pour l'étude d'insectes cavernicoles (DRIFT, 1951 ; GIST & CROSSLEY, 1973 ; LUFF, 1975). On fait largement usage des pièges d'interception dans l'étude d'animaux particulièrement mobiles tels que les coléoptères (BRIGGS, 1961 ; MURDOCH, 1966 ; MADER & MÜHLENBERG, 1981 ; FRANKE & FRIEBE, 1983 ; FRIEBE, 1983 ; LECORDIER & BENEST, 1986 ; RUSDEA, 1992). De nombreux auteurs ont été amenés à interpréter les cycles d'activité de diplopodes à l'aide de cette technique bien adaptée à des animaux se déplaçant entre les interstices que forment les constituants organiques des litières forestières et capables de migrations actives entre les différents compartiments édaphiques (Tableau 1). De façon générale, la technique des pots-pièges enfoncés renseigne sur les périodes d'activité des populations envisagées à l'échelle de la journée (PARK *et al.*, 1931 ; PARK, 1935 ; WILLIAMS, 1958, 1959 ; BANERJEE, 1967a ; DONDALE *et al.*, 1972) ou au cours des phases saisonnières lors d'études portant au minimum sur un cycle annuel (GILBERT, 1956 ; GREENSLADE, 1964 ; MURDOCH, 1966 ; BANERJEE, 1967a, b).

Les études par piégeage ne comportent un aspect véritablement quantitatif que dans quelques expériences particulières (BANERJEE, 1970 ; GIST & CROSSLEY, 1973). Elles cherchent à montrer l'existence de relations entre l'activité locomotrice des individus et la densité des populations durant la période de capture (MITCHELL, 1963 ; GREENSLADE, 1964 ; BLOWER, 1970 ; ADIS, 1979 ; DAVID & POUSSARDIN, 1983). Divers auteurs s'accordent à placer ce type de relations dans le cadre du concept d'activité-densité (KACZMAREK, 1978) qui traduirait la capacité moyenne des individus à effectuer des déplacements (BANERJEE, 1970 ; DAVID, 1983 ; COURET, 1985 ; FRANKE *et al.*, 1988). Si des données semi-quantitatives liées à l'abondance des populations sont ainsi acquises, elles ne portent cependant que sur une fraction de celles-ci, celle qui est capable de se déplacer horizontalement et entre les couches constituant la litière. Les larves de premiers stades, sédentaires et rarement représentées dans les couches supérieures de litière, de même que les individus en cours de mue, échappent en grande partie à ce type de mesure. En revanche, les formes subadultes et adultes y sont bien adaptées.

Pour cette raison, la technique présente un intérêt supplémentaire, en contribuant à séparer deux groupes d'individus jouant des rôles différents à l'intérieur d'un ensemble taxinomiquement homogène. De plus, associé à d'autres méthodes de capture, le piégeage d'interception permet de localiser dans le temps certains phénomènes liés à la biologie des adultes reproducteurs (BLOWER, 1978 ; DAVID & POUSSARDIN, 1983 ; DAVID, 1984).

Sans perdre de vue les limites imposées par l'emploi des pièges d'interception dans les programmes de recherche en écologie des peuplements (TOPPING & SUNDERLAND, 1992), le propos de ce travail est de décrire les cycles d'activité des principales espèces de diplopodes d'un sol forestier, cherchant à déterminer, pour chaque saison, quelle fraction du peuplement fréquente majoritairement les couches les plus superficielles de la litière (L+F). Le piégeage permet en outre de situer dans le temps les phases de mobilité des adultes mâles et femelles liées à des activités de reproduction, de consommation ou de migration (DRIFT, 1951 ; BARLOW, 1958 ; BLOWER, 1970 ; COTTON & MILLER, 1974 ; DAVID & POUSSARDIN, 1983). Enfin, à condition d'étendre l'opération sur plusieurs années, cette méthode d'étude contribue à mettre en évidence des fluctuations significatives dans l'importance relative des populations et, par là-même, dans la structure du peuplement lié aux couches holorganiques du sol.

Cette étude se situe en amont d'un programme de recherche à long terme mené sur les communautés édaphiques d'un écosystème forestier (BLANDIN *et al.*, 1980, 1985 ; GEOFFROY

et al. 1981, 1987). Elle s'intègre aux données quantitatives obtenues tant sur les diplopodes (GEOFFROY, 1981a, 1985) que sur des groupes écologiquement complémentaires tels que les isopodes oniscoïdes (MOLFETAS, 1982) ou les larves de diptères (MOLLON, 1982, 1983) et aux recherches menées sur la dynamique de la transformation des matériaux organiques lors des phases de colonisation par la faune édaphique (GARAY *et al.* 1986a, b). En outre, cette présentation des cycles d'activité des diplopodes de la forêt de Foljuif s'insère dans une étude des variations pluriannuelles de l'abondance des populations (GEOFFROY, *in prep.*).

TABLEAU 1. — Sélection des travaux relatifs à l'activité des populations de diplopodes édaphiques, menés à l'aide de pièges d'interception de type Barber (PT).

TABLE 1. — *Some selected studies dealing with soil millipede population activity, investigated by Barber Pitfall Traps (PT).*

REFERENCES	ECOSYSTEM	LOCALITY	COUNTRY
ADIS 1979	Beech forest	Solling, Göttingen	FRG
ALBERT 1978	Mixed forests	Wuppertal	FRG
BAKER 1979, 1985, 1988	Sclerophyllous Forests & Grasslands	Aust. South-West	Australia
BANERJEE 1967a,b	Oak forest	Roy. Holloway College	UK
BARLOW 1957, 1958	Dunes and forests	Meijendel Dune, Leiden	Netherlands
BLOWER 1970	Sycamore / ash wood	Ernocroft, Cheshire	UK
COTTON & MILLER 1974	Sand dunes	Marram Dune, Tentsmuir	UK
COURET 1985	<i>Quercus petraea</i> & <i>Pinus sylvestris</i>	Orléans Forest	France
DAVID & POUSSARDIN 1983	<i>Quercus petraea</i> & <i>Pinus sylvestris</i>	Orléans Forest	France
DETHIER & PEDROLI-CHRISTEN 1983	Alpine grassland	Mt La Schera, Grisons	Switzerland
DRIFT VAN DER 1951	Beech forest	NP de Hooze Veluwe	Netherlands
FAIRHURST 1979	Sand dune	Gibraltar Pt, Lincolnsh.	UK
GILLON & GILLON 1976	Grassland & savannah	Darou (Kaolack)	Senegal
HAACKER 1968	Different ecosystems	Rhein-Main-Gebiet	FRG
JANATI-IDRISSI 1988	<i>Brachypodium</i> grassplot	St-Gely-du-Fesc	France
KORSOS 1991	Dolomitic grassland	Buda Mts	Hungary
KURNIK 1985	Subalpine grassland to nival zone	Großglockner	Austria
KURNIK 1988	Xerothermic & agricultural sites	Alpeins : South Tyrol	Austria
KURNIK & THALER 1985	Mixed oak forest	Stams, North Tyrol	Austria
LOKSA 1988	Mixed grassland & forest sites	Pilis Mountains	Hungary
MEYER 1979	Mountain to alpine ecosystems	Ötztal	Austria
MEYER 1980, 1985	Mountain to alpine ecosystems	Obergurgl	Austria
PEDROLI-CHRISTEN 1981	Mountain & subalpine forests	Swiss Jura	Switzerland
PEDROLI-CHRISTEN & SCHOLL 1990	Mountain & subalpine forests	Swiss Jura	Switzerland
SPELDA 1993	Coniferous forests	Oberreichenbach	FRG
SZEKELYHIDY & LOKSA 1979	Oak forests (<i>Q. petraea</i> - <i>cerris</i>)	"Sikfokút Projekt"	Hungary
VAJDA & HORNUNG 1991	Sandy grassland	Kiskunság natl. Park	Hungary

MILIEU D'ÉTUDE ET MÉTHODES

La forêt mixte de Foljuif (Massif de Fontainebleau, Seine-et-Marne, France) se situe à 80 km au Sud-Est de Paris. Elle présente deux zones principales qui diffèrent par la composition spécifique de leurs peuplements végétaux. Les essences dominantes sont le charme, *Carpinus betulus* L., et le chêne sessile, *Quercus petraea* (Mattus.) Liebl. dans la première zone, le pin sylvestre, *Pinus sylvestris* L., et le chêne sessile, *Q. petraea* (Mattus.) Liebl. dans la seconde. Les différences notables dans la chute des matériaux au sol induisent plusieurs types d'humus : un moder dans la zone 1 et un dysmoder dans la zone 2 (BLANDIN *et al.*, 1980 ; GARAY, 1980). Dans la station à moder, trois couches de litière existent tout au long de l'année : couches L, F et H, au sein desquelles la décomposition des feuilles est achevée au bout de trois ans (GARAY *et al.*, 1986a). Le programme de piégeage a été conduit dans la station à moder de la zone 1 sous chêne (*Q. petraea*) et charme (*C. betulus*).

Chaque piège est constitué d'un pot de matière plastique de 130 mm de diamètre et de 90 mm de profondeur. A sa surface, un orifice de capture de 80 mm de diamètre est aménagé grâce à une plaque rectangulaire dont les bords s'insinuent au niveau de la couche H de la litière, évitant une rupture brutale entre l'environnement immédiat et l'orifice. On assure ainsi une position précise du bord supérieur du pot par rapport au substrat (GREENSLADE, 1964).

Les appareils ont été installés dans une placette protégée de la zone d'étude, en rangées parallèles de cinq pièges. La distance entre deux pots est de 1 m. Les batteries de cinq pièges, disposées en quinconce, sont équidistantes de 10 m. La capture d'un spécimen résulte avant tout de l'interception naturelle de l'animal. Pour cela, le piège doit demeurer neutre, dépourvu à la fois de caractère attractif ou répulsif (GREENSLADE & GREENSLADE, 1971). Les individus capturés sont préservés dans un liquide de fixation neutre qui ne doit pas affecter la capture des espèces (LUFF, 1968). Nous avons employé un liquide peu volatil, qui ne gèle pas et assure une bonne conservation des animaux : l'éthylène-glycol (SZEKELYHIDY & LOKSA, 1979). Afin d'éviter une dilution par l'eau de pluie (FICHTER, 1941 ; STEINER *et al.*, 1963), chaque piège est équipé d'une plaque de protection. En dépit de certains risques de modification de capture (DUNGER & ENGELMANN, 1978), ce dispositif évite le rayonnement solaire et surtout la chute des débris organiques à l'intérieur des pièges (Fig. 1).

Les pièges ont fonctionné simultanément durant quatre ans selon les modalités présentées par le Tableau 2. Toutefois, l'arrêt temporaire du piégeage, de juillet à octobre 1975 explique l'absence de capture durant cette période sur les Figures 2 à 8.

Il est important de signaler ici que le cycle annuel 1976 a été marqué par des conditions climatiques très particulières, notamment par une sécheresse considérable qui s'est étendue d'avril à septembre et qui a eu des effets immédiats sur les abondances des populations édaphiques (BLANDIN *et al.*, 1980, 1985).

La durée moyenne séparant deux relevés est de 14 jours. Les animaux récupérés sont fixés dans l'alcool 70°. Le taux de capture par piégeage ("Trappability" : PANTIS *et al.*, 1988) résultant des 81 expériences réalisées est exprimé en nombre d'individus capturés pour 20 pièges-trappes et pour 14 jours (Ind/20 PT/14 D).

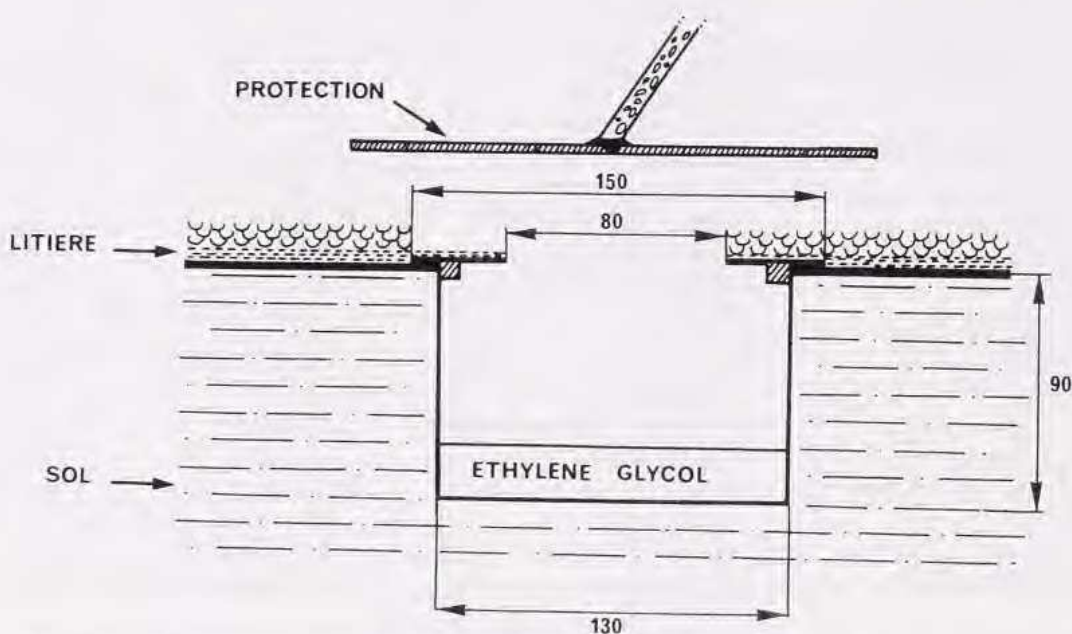


FIG. 1. — Un piège d'interception en place dans le sol en position ouverte. La limite de la capacité de capture correspond aux couches L et F de la litière.

FIG. 1. — A pitfall-trap in open-position in the soil of the temperate Foljuif Forest. The limit of catching efficiency corresponds to L and F litter layers.

RÉSULTATS

Diplopoda

Le peuplement global de diplopodes de la forêt de Foljuif est composé de 14 espèces parmi lesquelles 7 espèces sont fréquentes ou abondantes. Les cinq espèces dominantes sont :

- *Glomeris marginata* (Villers, 1789) [Glomerida, Glomeridea]
- *Melogona gallica* (Latzel, 1884) [Chordeumatida, Craspedosomatidea]
- *Polydesmus angustus* (Latzel, 1884) [Polydesmida, Polydesmidea]
- *Allajulus nitidus* (Verhoeff, 1891) [Julida, Julidea]
- *Cylindroiulus punctatus* (Leach, 1815) [Julida, Julidea]

auxquelles il faut ajouter :

- *Cylindroiulus caeruleocinctus* (Wood, 1864) [Julida, Julidea]
- *Ommatoiulus sabulosus* (Linné, 1758) [Julida, Julidea].

Seules ces espèces ont été collectées dans les pièges d'interception. Globalement, le cycle d'activité du peuplement présente deux pics. Le premier se situe au printemps, entre mai et juin, le second apparaît en automne, de fin-octobre à début décembre. Dans l'ensemble, les captures sont moins importantes durant l'hiver et le milieu de l'été. La même tendance saisonnière se répète durant les quatre cycles annuels successifs et traduit notamment la capacité de déplacement des adultes. En effet, les juvéniles sont toujours très faiblement représentés dans les pièges, même en période de recrutement des jeunes au début de l'été (Fig. 2).

Un cycle d'activité présentant deux maxima est souvent observé chez les diplopodes édaphiques (e.g. DUNGER & STEINMETZGER, 1981 ; PEITSALMI, 1981 ; MEYER, 1985) alors qu'une succession de trois pics est plus rarement mise en évidence chez certaines populations (VAJDA & HORNUNG, 1991).

Le rapport saisonnier entre les sexes est rarement disproportionné avec toutefois une légère surabondance des mâles adultes, traduisant la grande mobilité de ces derniers durant les périodes actives.

Le faible taux de capture observé en automne 1976 est manifestement dû à la sécheresse qui a marqué cette année-là. Remarquons toutefois que l'effet ne s'en fait pas sentir à long terme car le niveau d'activité observé en automne 1977 et en 1978 est sensiblement le même que celui qui caractérisait le cycle de 1975.

Les pics d'activité de printemps sont le plus souvent plus importants que ceux de l'automne, exception faite du printemps de 1977, dont le maxima plus faible traduit l'effet de la sécheresse de 1976 sur l'ensemble des espèces. On observe une réponse quasi-immédiate de l'activité des adultes de plusieurs espèces aux conditions climatiques très contrastées de cette année. Ainsi, le pic isolé de juillet 1976 (4 espèces) coïncide exactement avec une augmentation ponctuelle des précipitations à la même date. (cf. BLANDIN *et al.*, 1980, Fig. 1). De plus, on peut observer une richesse spécifique maximum au printemps, 7 espèces de mai à juin, régulièrement supérieure à celle de l'automne où l'on rencontre 4 espèces au plus (Fig. 3). Ce phénomène s'explique par l'activité manifestée au printemps par les espèces les moins fréquentes (*Ommatoiulus sabulosus* et *Cylindroiulus caeruleocinctus*) et par une absence relative de *Cylindroiulus punctatus* des couches supérieures de litière en automne. Ce Julide effectue alors une migration en direction des horizons plus profonds du sol mais se trouve encore en grande partie dans les bois morts en décomposition où il a passé la période estivale. C'est dans ce milieu très particulier que sont déposées la plus grande partie des pontes, qu'a lieu l'éclosion et que se déroule les premières étapes du développement post-embryonnaire (GEOFFROY, 1981b). Durant l'automne, l'activité la plus importante est partagée par *Glomeris marginata* et *Allajulus nitidus*, ce dernier occupant à ce moment toutes les couches de la litière. (GEOFFROY, 1981b, 1985). La période hivernale est caractérisée par un taux de capture moyen ou faible selon les années mais qui est associé à une richesse spécifique elle-même très faible. Cette période coïncide presque exclusivement avec l'activité de surface des adultes mâles et femelles du chordeumide *Melogona gallica*.

TABLEAU 2. — Programme de piégeage réalisé dans la forêt tempérée de Foljuif (zone 1) durant la phase initiale du programme de recherche, du 07.02.75 au 19.12.78 (séries 1 à 81). S = n° de série ; PT = nombre de pièges ; D = nombre de jours.

TABLE 2. — Pitfall trapping programme realized in the temperate Foljuif forest (zone 1) during the initial period of the research programme, from 07.02.75 to 19.12.78 (series 1 to 81). S = n° series ; PT = number of pitfall-traps ; D = number of days.

PÉRIODE	S	PT	D
07.02.75-21.02.75	01	20	14
21.02.75-21.03.75	02	20	28
21.03.75-04.04.75	03	20	14
04.04.75-18.04.75	04	20	14
19.04.75-17.05.75	05	20	28
17.05.75-29.05.75	06	20	12
29.05.75-12.06.75	07	20	14
12.06.75-04.07.75	08	20	22
15.10.75-29.10.75	09	20	14
29.10.75-13.11.75	10	20	15
13.11.75-28.11.75	11	20	15
28.11.75-12.12.75	12	20	14
12.12.75-29.12.75	13	20	17
29.12.75-10.01.76	14	20	12
10.01.76-23.01.76	15	20	13
23.01.76-06.02.76	16	20	14
06.02.76-20.02.76	17	20	14
20.02.76-05.03.76	18	20	16
05.03.76-19.03.76	19	20	14
19.03.76-02.04.76	20	20	14
02.04.76-15.04.76	21	20	13
15.04.76-30.04.76	22	20	15
30.04.76-15.05.76	23	20	15
15.05.76-28.05.76	24	20	13
28.05.76-11.06.76	25	20	14
11.06.76-25.06.76	26	20	14
25.06.76-08.07.76	27	20	14
08.07.76-22.07.76	28	20	14
22.07.76-19.08.76	29	20	28
19.08.76-17.09.76	30	20	29
17.09.76-28.09.76	31	20	11
28.09.76-19.10.76	32	20	21
19.10.76-28.10.76	33	20	09
28.10.76-11.11.76	34	20	14
11.11.76-25.11.76	35	20	14
25.11.76-09.12.76	36	20	14
09.12.76-23.12.76	37	20	14
23.12.76-07.01.77	38	20	14
07.01.77-21.01.77	39	10	14
21.01.77-04.02.77	40	10	14
04.02.77-18.02.77	41	10	14

PÉRIODE	S	PT	D
18.02.77-04.03.77	42	10	14
04.03.77-18.03.77	43	10	14
18.03.77-01.04.77	44	10	14
01.04.77-21.04.77	45	10	20
21.04.77-18.05.77	46	10	27
18.05.77-15.06.77	47	10	28
15.06.77-01.07.77	48	10	16
01.07.77-18.07.77	49	10	17
18.07.77-28.07.77	50	10	10
28.07.77-05.09.77	51	10	39
05.09.77-20.09.77	52	09	15
20.09.77-04.10.77	53	10	14
04.10.77-18.10.77	54	10	14
18.10.77-02.11.77	55	10	15
02.11.77-16.11.77	56	10	14
16.11.77-02.12.77	57	10	16
02.12.77-14.12.77	58	10	12
14.12.77-23.12.77	59	10	09
23.12.77-06.01.78	60	10	14
06.01.78-20.01.78	61	10	14
20.01.78-03.02.78	62	10	14
03.02.78-17.02.78	63	10	14
17.02.78-17.03.78	64	10	28
17.03.78-31.03.78	65	10	14
31.03.78-11.04.78	66	10	11
11.04.78-24.04.78	67	10	13
24.04.78-09.05.78	68	10	15
09.05.78-25.05.78	69	10	16
25.05.78-06.06.78	70	10	12
06.06.78-20.06.78	71	10	14
20.06.78-04.07.78	72	10	14
04.07.78-19.07.78	73	10	15
19.07.78-05.09.78	74	10	48
05.09.78-19.09.78	75	10	14
19.09.78-03.10.78	76	10	14
03.10.78-19.10.78	77	10	16
19.10.78-31.10.78	78	10	12
31.10.78-14.11.78	79	10	14
14.11.78-06.12.78	80	10	22
06.12.78-19.12.78	81	10	13
-----	-----	-----	-----

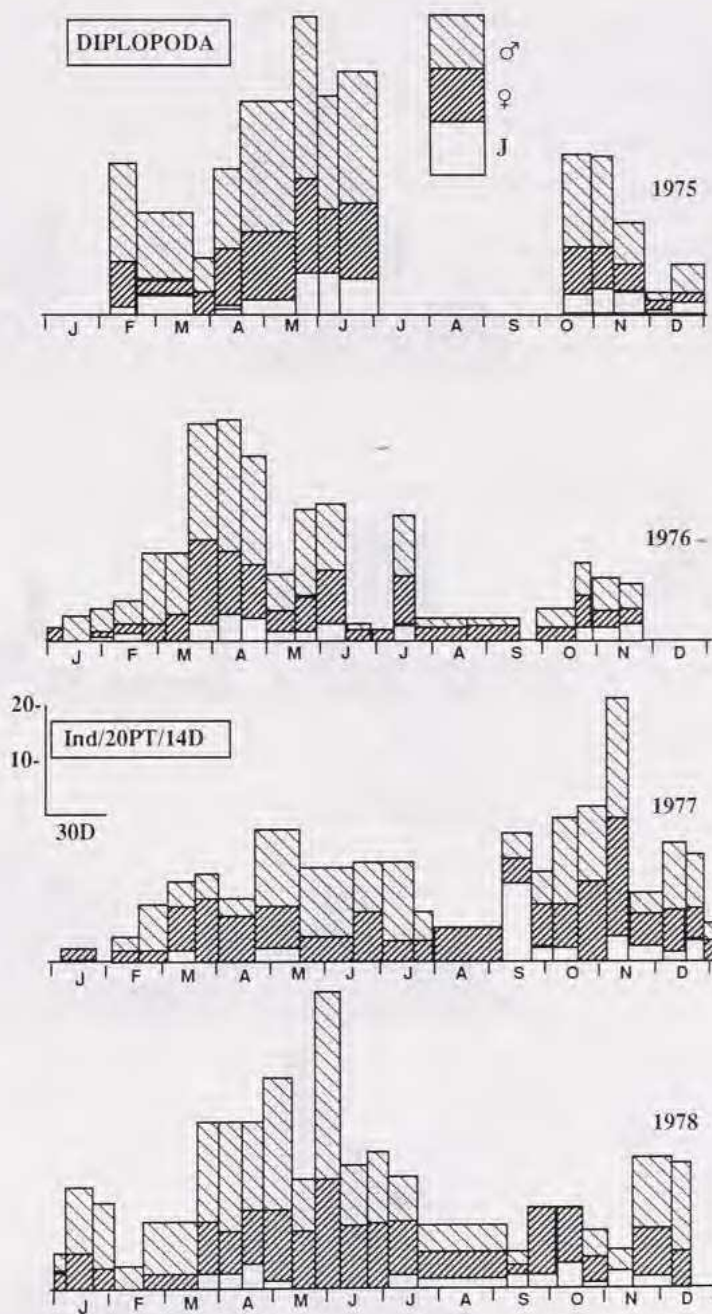


FIG. 2. — Cycles d'activité de l'ensemble du peuplement de diplopoques dans les couches supérieures du sol, de février 1975 à décembre 1978 (fractions mâle, femelle et juvénile de la communauté).

FIG. 2. — Activity cycles of the whole millipede community in the upper soil layers of the temperate Foljuif forest, from February 1975 to December 1978 (male, female and juvenile parts of the community).

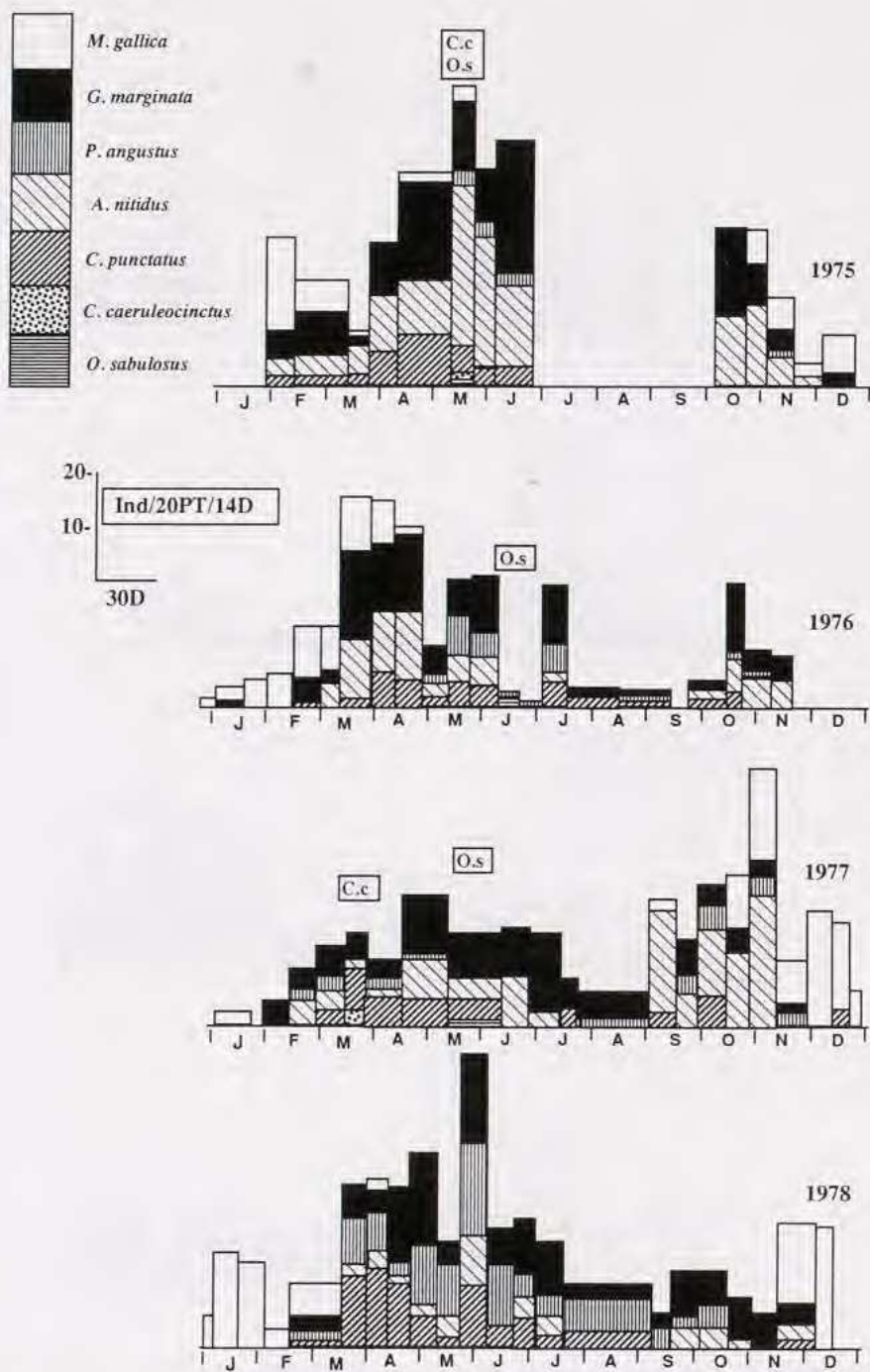


FIG. 3. — Cycles d'activité des sept espèces dominantes de diplopodes dans les couches supérieures du sol, de février 1975 à décembre 1978 (total des individus capturés dans les pièges).

FIG. 3. — Activity cycles of the seven mainly representative millipede species (total trapped individuals for each species) in the upper soil layers of the temperate Foljuif forest, from February 1975 to December 1978.

Melogona gallica

Une activité de surface du chordeumide *Melogona gallica* (= *Microchordeuma gallicum* auct.) est mise en évidence uniquement pendant l'hiver, de la fin d'octobre au début d'avril. Les individus capturés sont en grande majorité des adultes (stade IX) parmi lesquels on note une dominance relative fréquente des mâles. Les juvéniles, rares dans les pièges, sont représentés par des individus subadultes appartenant aux stades VII et VIII. Tous les Chordeumatida ont une durée de vie courte et un cycle biologique établi sur 1 ou 2 ans (BLOWER, 1978, 1979 ; PEDROLI-CHRISTEN, 1978 ; MEYER, 1979 ; DAVID, 1984). A Foljuif, le cycle de *M. gallica* est annuel et la période d'activité des adultes est en totale correspondance avec leur maximum d'abondance à la limite des couches F et H. En revanche, le maximum de densité observé à la fin du printemps à partir de relevés quantitatifs (GEOFFROY, 1985) correspond à une grande quantité de juvéniles qui ne montrent pas d'activité de déplacement dans les couches de surface. L'absence totale de capture durant l'hiver 76-77 traduit l'effet immédiat de la sécheresse de 1976 sur la population (Fig. 4).

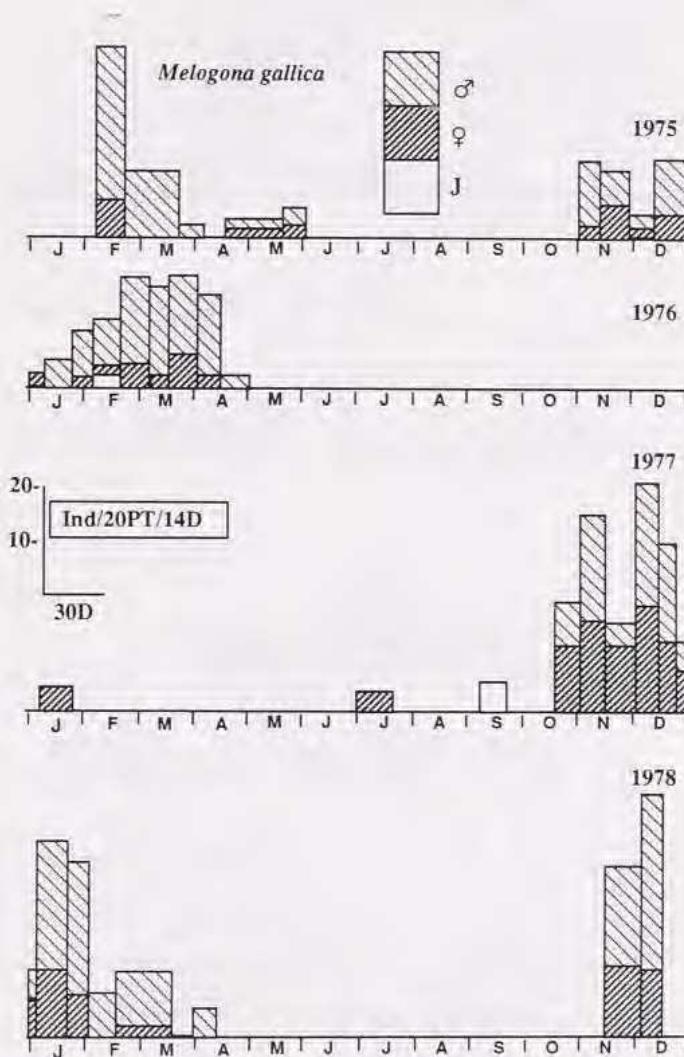


FIG. 4. — Cycles d'activité de *Melogona gallica* (Chordeumatida) dans les couches supérieures du sol, de février 1975 à décembre 1978.

FIG. 4. — Activity cycles of the species *Melogona gallica* (Chordeumatida) in the upper soil layers of the temperate Foljuif forest, from February 1975 to December 1978.

Polydesmus angustus

P. angustus est une espèce relativement peu abondante dans le site étudié, où elle effectue son cycle biologique soit en un an, soit en deux ans, selon les individus. Les périodes de pontes sont très étalées dans le temps, ce qui peut être reflété par la longue période d'activité de surface des adultes (stade VIII), notamment des femelles. Le cycle de 1978 en est particulièrement caractéristique (février à septembre), le maximum de mai-juin pouvant correspondre à la maturation des femelles (cf. COURET, 1985). La fraction juvénile piégée est représentée par des subadultes appartenant aux stades VI et VII. On les capture essentiellement en automne (septembre à novembre). Ils correspondent à une partie de la population hivernale qui deviendra adulte au printemps suivant. La fraction immature de la population (stades II à V), présente dans les couches profondes de la litière et du sol en été, n'est pas capturée par un système de piégeage visant à sélectionner les individus actifs en surface (BLOWER, 1970). Cela n'empêche ni l'activité, ni la mobilité à plus grande profondeur (COURET, 1985).

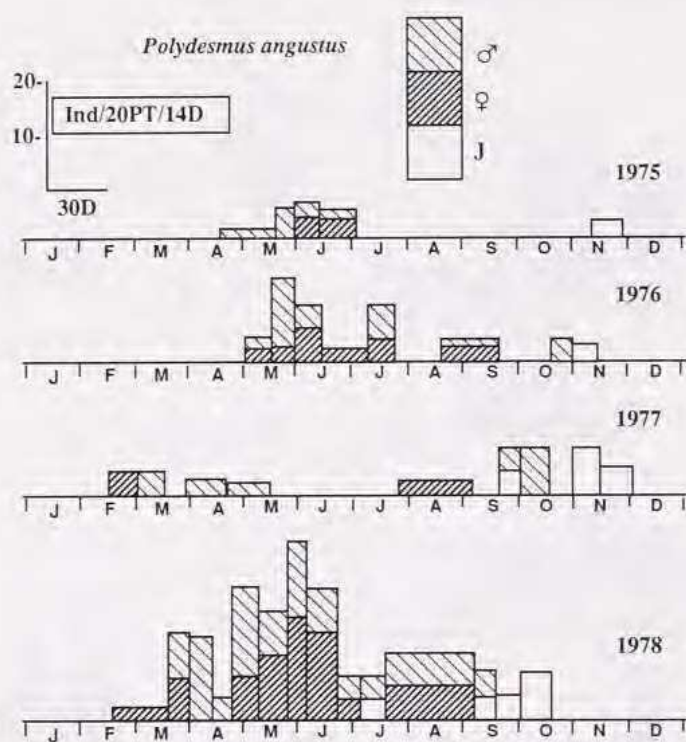


FIG. 5. — Cycles d'activité du Polydesmida *Polydesmus angustus* dans les couches supérieures du sol, de février 1975 à décembre 1978.

FIG. 5. — Activity cycles of the Polydesmid species *Polydesmus angustus* in the upper soil layers of the temperate Foljuif forest, from February 1975 to December 1978.

L'activité des adultes est surtout marquée par un pic de printemps pour les deux sexes avec un maximum en mai-juin. En automne en revanche, un très léger pic ne concerne, certaines années, que les mâles (octobre). Le maximum de printemps s'accorde bien avec les résultats obtenus par divers auteurs (BANERJEE, 1967a ; HAACKER, 1968 ; BLOWER, 1970 ; COURET, 1985). Par ailleurs, on observe une importance relative plus grande des mâles au début de la période d'activité (mars à mai). Cependant, ce phénomène ne dure pas et le reste de la période active montre un équilibre entre les sexes ou au contraire, une plus forte présence des femelles en mai-juin (Fig. 5).

En dépit de toute preuve formelle liant l'activité de surface des adultes aux périodes de reproduction, on est tenté de conserver cette interprétation pour la période active de printemps

chez *P. angustus*. Nous devons garder à l'esprit que les femelles matures de *P. angustus* sont capables d'effectuer plusieurs ovipositions $\pm$ étalées dans le temps au cours de leur vie adulte (SNIDER, 1981 ; DAVID & CÉLÉRIER, 1993) et que les modalités de la copulation elles-mêmes peuvent présenter de très larges variations (VERHOEFF, 1928 ; HUSSON, 1937 ; SAHLI, 1969). Ces caractéristiques de la biologie de l'espèce, liées à une activité prolongée des adultes (BLOWER, 1969 ; BANERJEE, 1973) sont confirmées par l'observation d'accouplement et de pontes à Foljuif s'étendant de début avril à la fin novembre. Le nombre d'oeufs trouvés dans les logettes de pontes est variable, allant de 160 à 658 (!) pour une même logette et reflète la capacité potentielle des femelles à réaliser 1 à 4 pontes successives au cours de l'année. La période de mobilité maximum est suivie d'une disparition progressive des adultes actifs que l'on peut lier d'une part à la mortalité des mâles et des femelles après la reproduction, d'autre part aux modifications du climat à l'approche de l'hiver durant lequel les subadultes et adultes survivants migrent dans les couches profondes de l'humus et dans les bois morts (GEOFFROY, 1985).

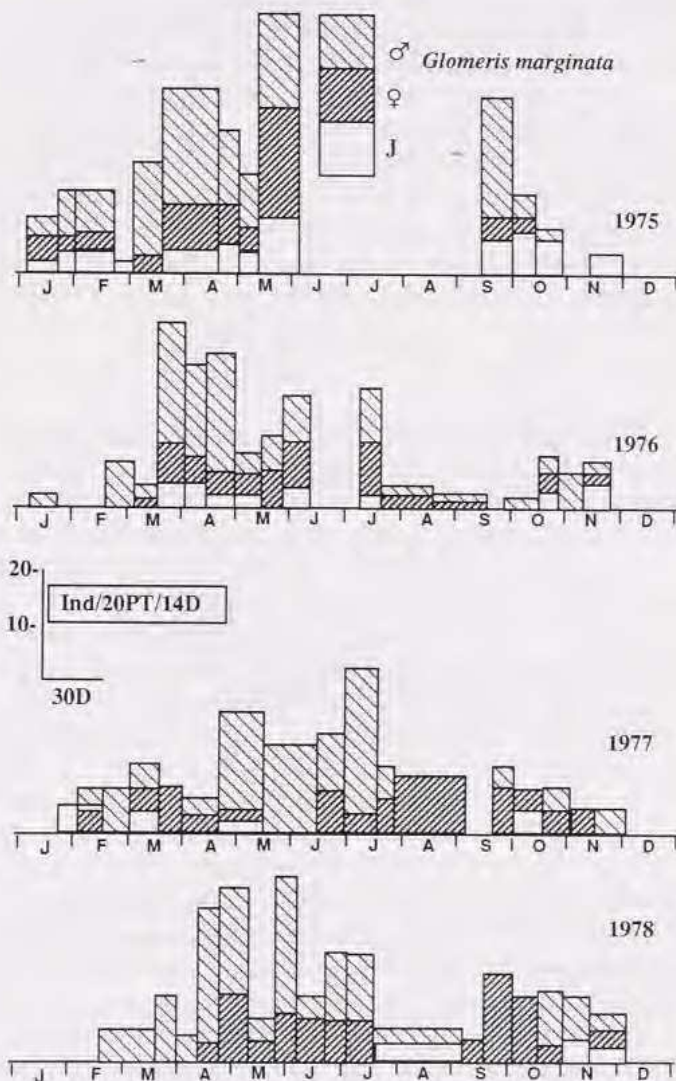


FIG. 6. — Cycles d'activité du Glomerida *Glomeris marginata* dans les couches supérieures du sol, de février 1975 à décembre 1978.

FIG. 6. — Activity cycles of the Glomerid species *Glomeris marginata* in the upper soil layers of the temperate Foljuif forest, from February 1975 to December 1978.

Glomeris marginata

Espèce à longue durée de vie (jusqu'à 14 ans selon HEATH *et al.*, 1974), *Glomeris marginata* présente une activité de surface plus ou moins importante tout le long de l'année. Elle est presque exclusivement le fait des stades adultes épimorphes mâles et femelles. Le rapport des sexes est le plus souvent très en faveur des mâles, notamment durant la période d'activité maximale qui s'étend de mars à juillet (Fig. 6). On observe durant cette période une diminution de l'abondance relative des mâles piégés par rapport aux femelles qui dominent au début de l'été et au début de l'automne, ce qui s'accorde avec les observations de HEATH *et al.* (1974). Le pic automnal est moins marqué que celui du printemps. C'est à l'automne (septembre à novembre) que la proportion de juvéniles dans les pièges est la plus élevée. Il s'agit d'individus appartenant soit aux stades épimorphes immatures (VI, ...?), soit au dernier stade anamorphe, stade V (BOCOCK *et al.*, 1967).

La position des pics d'activité des adultes au cours du cycle annuel est en correspondance avec celui des pics des densités de la fraction épimorphe de la population (BLOWER & GABBUT, 1964). Le pic de densité des immatures que l'on observe fréquemment au printemps n'apparaît pas ici. Leur niveau d'activité et de déplacement se situe dans les couches inférieures de l'humus. Seuls les derniers stades subadultes sont piégés.

Selon BOCOCK & HEATH (1967), les périodes d'inactivité de *G. marginata* dans les couches de litière correspondent au moment de l'année où la température de surface est basse (<6°C) et au moment de la mue. Dans la forêt de Foljuif, l'inactivité hivernale s'étend de décembre à février et la période estivale de mue des adultes est ponctuelle (3 à 4 semaines en juillet-août le plus souvent). Cela nous conduit à une durée annuelle d'activité de surface de 275 jours (3/4 de l'année) supérieure à celle rapportée par CARREL (1984) pour les forêts d'Angleterre. Cette durée d'activité peut même être bien supérieure dans le cas d'années à hivers doux.

Cylindroiulus punctatus

L'activité de surface de ce Julida est principalement marquée par un pic au printemps (de mars à juin) et diminue progressivement durant l'été. En revanche, durant l'automne, les captures demeurent faibles ou nulles, l'activité reprend régulièrement dès la fin de l'hiver suivant (Fig. 7). Les adultes mâles et femelles (stades VII à XII) représentent la quasi-totalité des individus piégés, les immatures sont constitués d'individus appartenant aux stades V et VI. Le rapport entre les sexes est extrêmement variable d'une année sur l'autre et difficilement interprétable. Très favorable aux mâles adultes en 1975 et 1976, le sex-ratio montre au contraire une forte importance des femelles en 1977 et un état proche de l'équilibre en 1978. Cela montre, une fois de plus, combien l'interprétation des cycles d'activité est délicate et comme il est facile de privilégier une hypothèse (*e.g.* l'activité des mâles adultes lié à l'accouplement) au détriment d'une autre en observant un seul cycle annuel. La diminution du niveau d'activité observée en 1976 et 1977 peut être mise en relation avec les conditions climatiques caractérisant l'année 1976. En 1978, le taux de capture saisonnier devient supérieur à celui de 1975, ce qui peut s'expliquer par un accroissement global de l'activité de la population au cours des années. Le pic d'activité unique au printemps semble bien être une caractéristique constante de l'espèce. BANERJEE (1967a) constate un maximum d'activité en avril-mai suivi d'une décroissance régulière jusqu'en décembre alors que DRIFT (1951) signale une période d'activité exclusivement de début-avril à la mi-mai.

L'activité de surface printannière a lieu au moment où la population de *C. punctatus* de la forêt de Foljuif présente une abondance relative importante par rapport aux autres diplopodes (GEOFFROY, 1981a). Elle coïncide avec un pic de densité observé à la même période dans les couches supérieures L+F, suivi d'une migration d'une grande partie de la population dans les bois morts tombés au sol dès le début de l'été (BANERJEE, 1967b ; GEOFFROY, 1985). Le pic

de densité, observé à la fois chez les adultes et les juvéniles au printemps, concorde avec une importante activité de surface. En revanche, le pic de densité des adultes signalé en automne (GEOFFROY, 1981b) correspond à une période de migration en direction des couches organo-minérales du sol (H+A1), ce qui explique en partie l'absence de capture par les pièges à cette saison. De même, les fortes densités observées de juillet à novembre par BLOWER & GABBUT (1964), qui sont en grande partie dues à des stades juvéniles successifs, ne semblent pas avoir de répercussions sur une activité de surface des individus en dehors de la période printanière. La relation étroite que présente cette espèce avec les bois morts en décomposition lors des périodes de mue et de reproduction joue un rôle capital dans l'interprétation de son cycle d'activité de surface (GEOFFROY, 1981b).

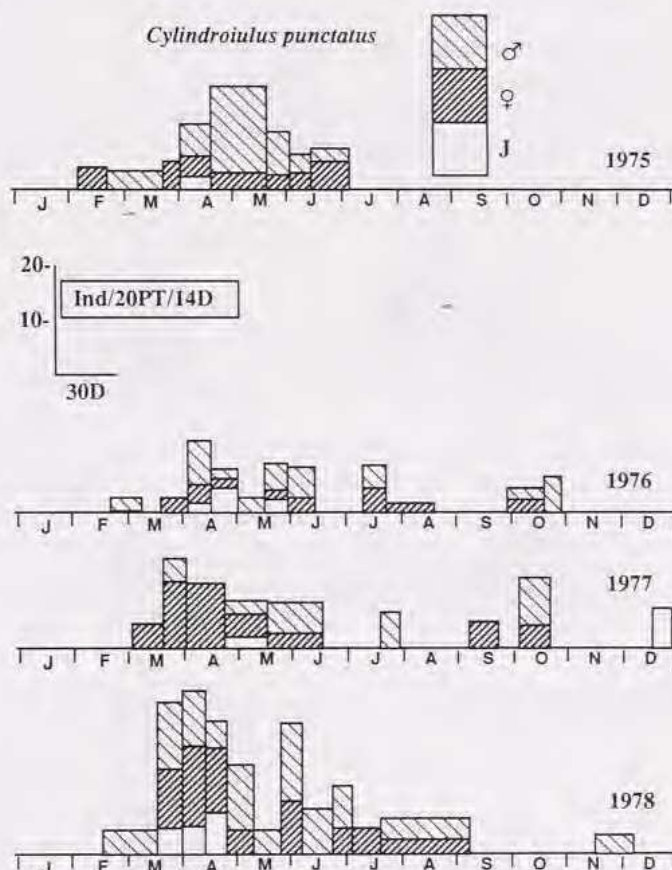


FIG. 7. — Cycles d'activité du Julida *Cylindroiulus punctatus* dans les couches supérieures du sol, de février 1975 à décembre 1978.

FIG. 7. — Activity cycles of the Julid species *Cylindroiulus punctatus* in the upper soil layers of the temperate Foljuif forest, from February 1975 to December 1978.

Allajulus nitidus

Contrairement à *C. punctatus*, *Allajulus nitidus* (appelé *Cylindroiulus nitidus* dans les travaux antérieurs de nombreux auteurs) présente manifestement deux pics d'activité de surface au cours du cycle annuel : le premier au printemps, de mars à juin, et le second en automne, de septembre à novembre. Ce phénomène se répète régulièrement chaque année. L'été et l'hiver sont caractérisés par un arrêt total de l'activité de surface. Les individus capturés sont essentiellement des adultes mâles (stades VII à IX) et femelles (stades VIII à XI). Les juvéniles, peu fréquents et peu nombreux, sont représentés par des subadultes des stades VI et VII.

On ne remarque aucun décalage évident entre les périodes d'activité des mâles et des femelles, les deux sexes étant largement représentés lors des deux périodes d'activité maximale.

On note toutefois une prépondérance des femelles durant le printemps 1976 et l'automne 1978. Un cycle d'activité proche de celui-ci existe dans d'autres populations forestières de *A. nitidus* (e.g. DAVID, 1982, en forêt d'Orléans). Des différences portent cependant sur le décalage temporel ou l'activité relative observés entre les sexes. L'activité des femelles adultes domine au printemps et est précoce en automne en forêt d'Orléans, alors que l'activité relative des mâles est plus fréquente et plus durable dans la population de Foljuif, à l'exception de l'automne 1978. Il convient toutefois de rappeler que l'interprétation biologique de ces taux de captures est délicate et que plusieurs causes sont à l'origine des variations saisonnières inter-annuelles et inter-populations.

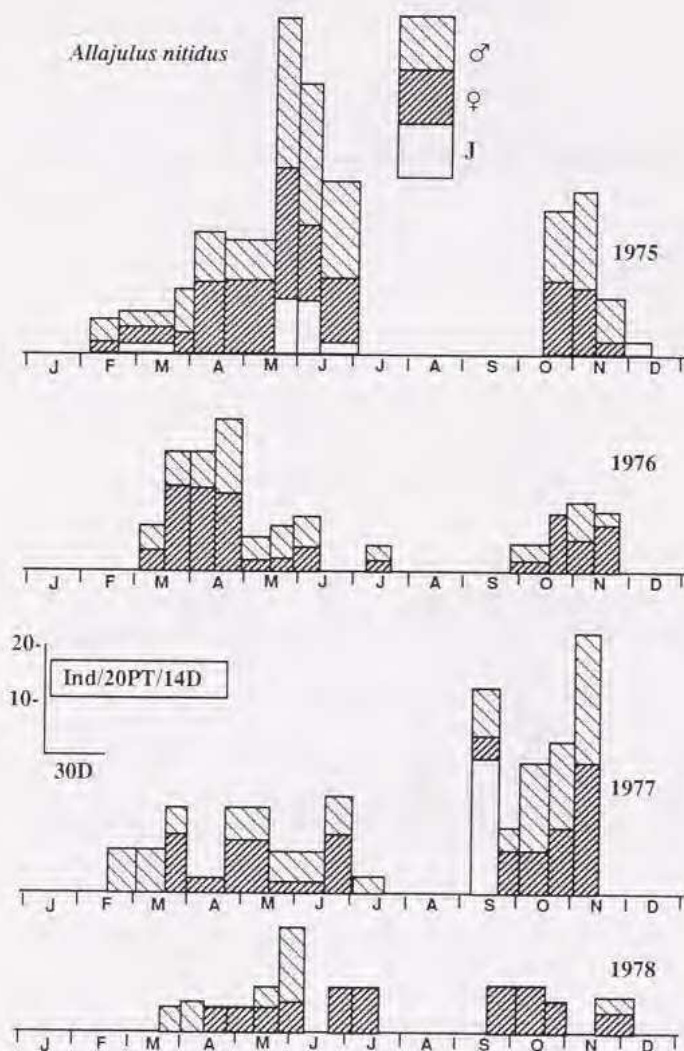


FIG. 8. — Cycles d'activité du Julida *Allajulus nitidus* dans les couches supérieures du sol, de février 1975 à décembre 1978.

FIG. 8. — Activity cycles of the Julid species *Allajulus nitidus* in the upper soil layers of the temperate Foljuif forest, from February 1975 to December 1978.

A. nitidus est une espèce très abondante dans certains écosystèmes forestiers (BLOWER, 1979 ; BLOWER & MILLER, 1977), le maximum d'activité coïncide alors avec le maximum de densité au printemps et en automne (GEOFFROY, 1981b ; DAVID, 1982). A Foljuif, durant la période d'étude considérée ici, *A. nitidus* domine numériquement le peuplement de diplopodes de la litière toute l'année sauf une partie de l'hiver (GEOFFROY, 1981a). On ne peut exclure

qu'une augmentation de l'activité soit en partie liée à la reproduction : à l'accouplement d'une part, traduit par l'activité intense des mâles adultes, à la ponte d'autre part lors de l'activité maximale et dominante des femelles au printemps. C'est l'interprétation la plus couramment admise par les auteurs étudiant l'activité de diplopodes julides (*e.g.* BANERJEE, 1967b ; COTTON & MILLER, 1974). Nous devons considérer aussi que les périodes de forte activité des adultes sont liées aux conditions climatiques qui favorisent la dispersion de la population dans l'ensemble des couches de la litière, notamment au début de l'automne, où elle coexiste temporairement avec *C. punctatus* (GEOFFROY, 1985). Les variations inter-annuelles ne concernent ni le rythme ni la nature du cycle saisonnier d'activité. En revanche, on constate une diminution progressive du niveau d'activité, qui se traduit par un taux de capture de printemps décroissant régulièrement de 1975 à 1978. La diminution observée en automne 1976 et au printemps 1977 s'interprète comme une réaction immédiate aux conditions de sécheresse de 1976. Cet effet n'est pas durable puisque l'activité reprend fortement à l'automne de 1977. Pourtant, le cycle de 1978 est caractérisé par un niveau d'activité plus faible, contrairement à toutes les espèces étudiées précédemment. Cela induit un changement dans l'organisation fonctionnelle du peuplement que l'on doit considérer en comparant les variations relatives de populations proches, notamment celles des autres Julida.

DISCUSSION

Considéré dans son ensemble, le peuplement de diplopodes édaphiques de la forêt de Foljuif présente constamment une activité de surface dans la litière. Le cycle annuel, d'allure "bimodale", montre un premier pic au printemps et un second pic à l'automne. Ceci est la résultante de l'activité de la fraction adulte et subadulte de plusieurs populations dont l'importance relative varie considérablement au cours du temps. *Glomeris marginata* et *Polydesmus angustus* assurent, à des degrés divers, un apport constant d'individus actifs tout au long du cycle annuel. L'activité hivernale est essentiellement due au chordeumide *Melogona gallica*. Les pics printaniers et automnaux sont accentués par l'activité conjuguée des julides, surtout au printemps pour *Cylindroiulus punctatus*, et reflète en grande partie le cycle d'activité de la population la plus abondante lors des premières années de la période d'étude : *Allajulus nitidus*.

Les traits généraux du cycle annuel d'activité ainsi défini se répètent régulièrement chaque année. La réponse à court terme due aux effets du climat local dans l'écosystème ne s'étend pas au-delà du cycle suivant. Ainsi, l'impact de la sécheresse du printemps et de l'été de 1976 se fait-il sentir de l'automne 1976 à la fin du printemps 1977.

Au-delà de ce constat général de relatives stabilité et régularité, des modifications dans la composition du peuplement apparaissent au cours du temps, sur lesquelles il y a lieu de s'interroger. Elles concernent notamment l'importance relative des deux espèces de Julida les plus fréquemment capturées dans les pièges : *A. nitidus* et *C. punctatus* (FIG. 9). *A. nitidus* domine clairement le peuplement de diplopodes en 1975 et il conserve une importance relative considérable jusqu'en automne 1977. Mais l'observation des quatre cycles successifs montre une diminution progressive de cette espèce durant la phase de printemps, au profit de *C. punctatus* qui finit par le remplacer en grande partie en 1978. *A. nitidus* reste dominant durant le début de l'automne, les grands individus de *C. punctatus* étant alors encore distribués dans les bois morts, ce qui explique le fort pourcentage que représente *A. nitidus* dans les dernières séries de piégeage (FIG. 10). Cette diminution considérable de *A. nitidus* pourrait n'être en fait qu'un phénomène temporaire dû aux conditions locales autorisant les captures ou, partiellement, au hasard des déplacements. Il semble que la modification constatée ait une signification plus profonde et plus durable. Il ne s'agit pas seulement d'une diminution de l'activité mais également de l'abondance relative, mesurée par la densité des individus dans les échantillonnages quantitatifs. En outre, les études ultérieures confirment bien cette tendance.

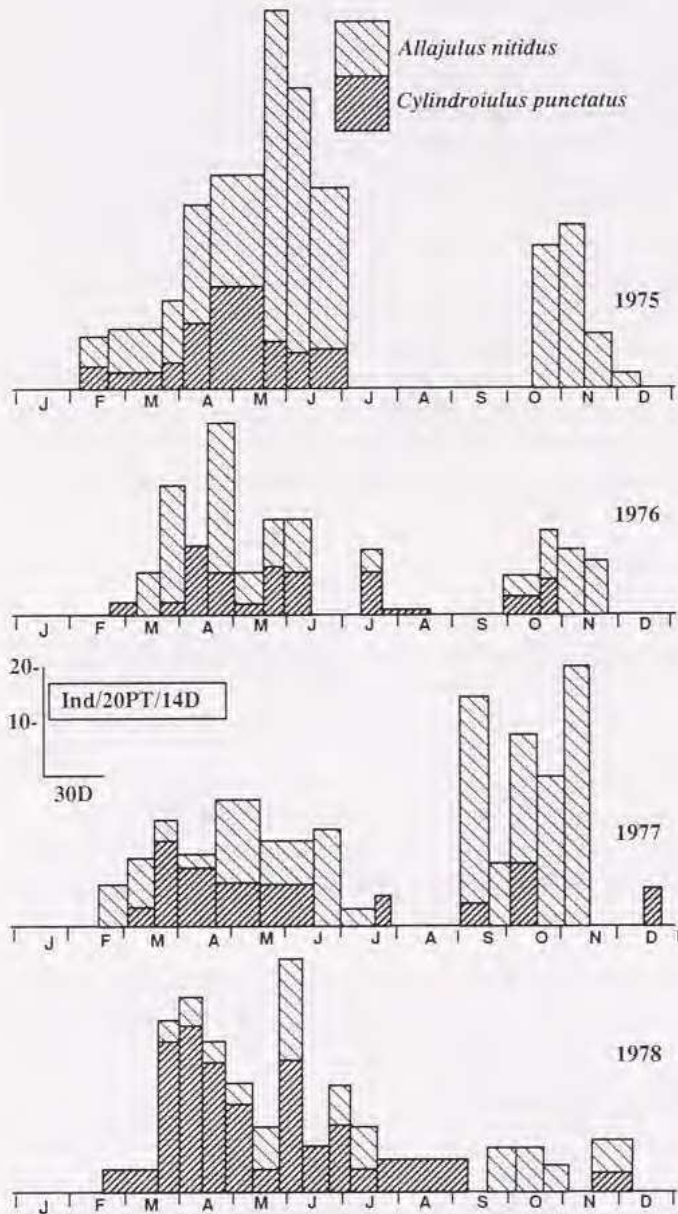


FIG. 9. — Cycles d'activité comparés de deux espèces de Julides, *Allajulus nitidus* (An) et *Cylindroiulus punctatus* (Cp), dans les couches supérieures du sol, de février 1975 à décembre 1978 (nombre total d'individus pour chaque population).

FIG. 9. — Compared activity cycles of two Julid species, *Allajulus nitidus* (An) and *Cylindroiulus punctatus* (Cp), in the upper soil layers of the temperate Foljuif forest, from February 1975 to December 1978 (total number of individuals for each specific population).

Durant le cycle annuel 1976, *A. nitidus* apparaît nettement comme le diplopode le plus abondant du peuplement, tant en densité qu'en biomasse (GEOFFROY, 1981a). Il domine largement *C. punctatus* dans les couches de litière, ainsi que le montrent les modalités de la coexistence de ces deux populations dans l'écosystème (GEOFFROY, 1981b). Au cours du cycle annuel de 1982 au contraire, on observe un accroissement relatif et une dominance de *C. punctatus* par rapport à *A. nitidus* et par rapport aux autres diplopodes durant toutes les phases saisonnières de l'année (GEOFFROY, 1985).

En première analyse, les variations relatives observées entre les deux populations tout au long de la période de piégeage sont considérées comme un phénomène traduisant une réelle

modification de l'activité de l'une par rapport à l'autre et un remplacement progressif, dans les couches L+F de la litière, de *A. nitidus* par *C. punctatus* (Fig. 10). La réalité de ce phénomène doit être vérifiée par l'analyse comparative des cycles d'abondance des deux espèces au cours de l'étude à long terme qui a suivi la période de piégeage (BLANDIN *et al.*, 1985) et au cours de laquelle l'importance relative de *C. punctatus* semble se confirmer (GEOFFROY, *in prep.*). Cela présente un intérêt majeur dans la dynamique de l'organisation et des modalités d'action d'un groupe fonctionnel de macroarthropodes saprophages consommateurs et transformateurs des couches supérieures peu dégradées de la litière, au cours des deux premières années de décomposition de celle-ci.

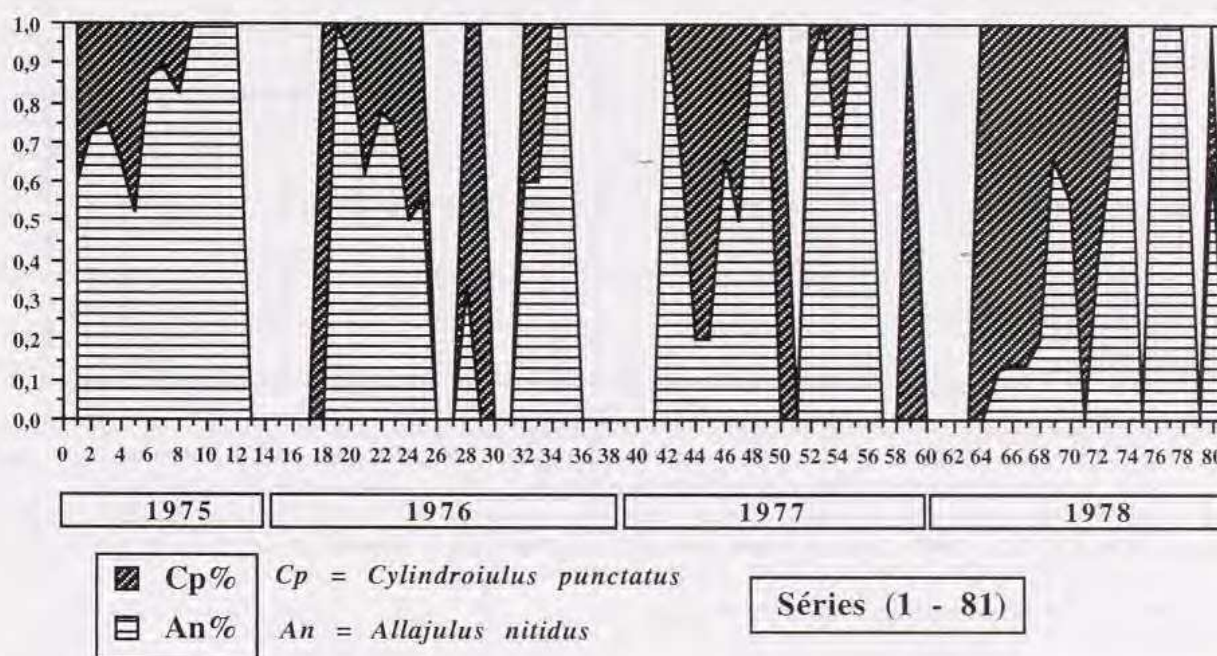


FIG. 10. — Importance relative de deux espèces de Julides, *Allajulus nitidus* (An) et *Cylindroiulus punctatus* (Cp), durant la période de piégeage (séries 1 à 81), dans les couches supérieures du sol de la forêt de Foljuif.

FIG. 10. — Relative importance of two Julid millipedes, *Allajulus nitidus* (An) and *Cylindroiulus punctatus* (Cp), during the trapping period (series 1 to 81) in the upper soil layers of the temperate Foljuif forest.

A l'échelle de l'ensemble des compartiments de litière et des horizons du sol, c'est la totalité de la guilda des diplopodes saprophages qui entre en jeu, depuis les plus jeunes stades jusqu'aux adultes à mues post-imaginale. Mais toutes les catégories d'individus n'agissent pas en même temps et de la même façon à l'intérieur d'un même compartiment édaphique. La sélection d'une partie du peuplement lors de la capture par piégeage nous renseigne sur la nature des individus capables d'agir au sein des couches les plus superficielles de la litière. Elle contribue à distinguer, parmi les diplopodes, deux groupes d'animaux montrant des modalités d'activité et de fonction différentes dans les divers compartiments édaphiques de l'écosystème. Seuls les individus les plus grands - et donc les plus âgés - semblent capables de se mouvoir dans les couches les moins profondes de la litière, et d'y réaliser une fonction de consommation et de transformation. Ainsi que l'on distingue couramment "micro-arthropodes" et "macro-arthropodes", il conviendrait de distinguer des "micro-diplopodes" et des "macro-diplopodes". Ces deux groupes sont séparés ici par une limite liée au taux de capture potentiel dans nos pièges

d'interception qui sélectionnent préférentiellement les individus qui se déplacent activement en surface. Une limite approximative est ainsi définie au sein de l'ensemble des diplopodes. Les macro-diplopodes, fréquents dans les pièges, représentent un groupe fonctionnel particulier (Fig. 11). Bien entendu, l'organisation d'un tel groupement d'individus doit être confirmée par d'autres voies d'observation et d'expérimentation : répartition spatio-temporelle des individus et modalités de la consommation des feuilles. En outre, la comparaison et l'intégration de ces mesures à celles obtenues chez les isopodes oniscoïdes devraient favoriser la compréhension d'un "groupe fonctionnel de macroarthropodes saprophages" dans l'écosystème forestier étudié.

STADIA	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
<i>Melogona gallica</i>	○	○	○	○	○	○	*	*	*	-	-	-
<i>Polydesmus angustus</i>	○	○	○	○	○	*	*	*	-	-	-	-
<i>Glomeris marginata</i>	○	○	○	○	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Allajulus nitidus</i>	○	○	○	○	○	*	*	*	*	*	*	*
<i>Cylindroiulus punctatus</i>	○	○	○	○	○	*	*	*	*	*	*	*
<i>Cylindroiulus caeruleocinctus</i>	○	○	○	○	○	○	○	*	*	*	*	*
<i>Ommatoiulus sabulosus</i>	○	○	○	○	○	*	*	*	*	*	*	*

FIG. 11. — Répartition des différents stades de sept espèces de diplopodes dans les couches supérieures de litière et de sol de la forêt tempérée de Foljuif : individus capturés par piégeage d'interception de février 1975 à décembre 1978. Ligne en gras : peuplement actif de macro-diplopodes ; ligne double : peuplement de micro-diplopodes.

FIG. 11. — Occurrence of the different stadia of seven millipede species in the upper soil and litter layers of the temperate Foljuif forest: individuals caught in Pitfall traps from February 1975 to December 1978. Thick line: active macro-diplopod community; double line: micro-diplopod community.

* : Frequent or abundant. ○ : Occasional or scarce.

REMERCIEMENTS

Ce travail a bénéficié d'une aide du Ministère des Universités et du Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche. Nous sommes reconnaissants à M. le Pr. P. BLANDIN (M.N.H.N., Brunoy) pour l'attention soutenue qu'il a apportée à l'élaboration de cette publication. Nous remercions M. LOYAU et Mme RAULO (E.N.S., Station Biologique de Foljuif) pour leur aide technique sur le terrain et au laboratoire.

RÉFÉRENCES

- ADIS, J., 1979. — Problems of interpreting arthropod sampling with pitfall traps. *Zool. Anz.*, **202** : 177-184.
- ALBERT, M., 1978. — Bodenfallenfänge von Diplopoden und Isopoden in Wuppertaler Wäldern (MB 4708/09). *Jahr. Naturw. V. Wuppertal*, **31** : 46-49.
- BAKER, G. H., 1979. — The activity patterns of *Ommatoiulus moreletti* (Diplopoda: Julidae) in South Australia. *J. Zool. Lond.*, **188** : 173-183.
- BAKER, G. H., 1985. — The distribution and abundance of the Portuguese millipede *Ommatoiulus moreletti* (Diplopoda: Julidae) in Australia. *Aust. J. Ecol.*, **10** : 249-259.
- BAKER, G. H., 1988. — Patterns in the activity of the millipede *Ommatoiulus moreletti* (Diplopoda: Julidae). *Aust. Entomol. Mag.*, **15** : 127-139.
- BANERJEE, B., 1967a. — Diurnal and seasonal variations in the activity of the millipedes *Cylindroiulus punctatus* (Leach), *Tachypodoiulus niger* (Leach) and *Polydesmus angustus* Latzel. *Oikos*, **18** : 141-144.
- BANERJEE, B., 1967b. — Seasonal changes in the distribution of the millipede *Cylindroiulus punctatus* (Leach) in decaying logs and soil. *J. Anim. Ecol.*, **36** : 171-177.

- BANERJEE, B., 1970. — A mathematical model on sampling diplopods using pitfall traps. *Oecologia*, **4** : 102-105.
- BANERJEE, B., 1973. — The breeding biology of *Polydesmus angustus* Latzel (Diplopoda, Polydesmidae). *Norsk. ent. Tidsskr.*, **20** : 291-294.
- BARBER, H., 1931. — Traps for cave-inhabiting insects. *J. Elisha Mitchell sci. Soc.*, **46** : 259-266.
- BARLOW, A., 1957. — A factorial analysis of distribution in three species of Diplopods. *Tijdschr. Ent.*, **100** : 349-426.
- BARLOW, C. A., 1958. — Distribution and seasonal activity in three species of diplopods. *Arch. Neerland. Zool.*, **13** : 108-133.
- BLANDIN, P., ABBADIE, L., COURAULT, S., GARAY, I., & GEOFFROY, J. J., 1980. — Etude d'un écosystème forestier mixte. I. Climat, structure de la végétation et retombées de litière. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **17** : 181-198.
- BLANDIN, P., FLOGAÏTIS, E., ARBEILLE, J., & GEOFFROY, J. J., 1985. — Les variations interannuelles de macroarthropodes édaphiques dans une forêt tempérée. *Bull. Ecol.*, **16** : 273-283.
- BLOWER, J. G., 1969. — Age structure of millipede populations in relation to activity and dispersion. In : J. G. SHEALS, *The soil ecosystem*. London, Publ. Syst. Ass., **8** : 209-216.
- BLOWER, J. G., 1970. — The millipedes of a Cheshire wood. *J. Zool. Lond.*, **160** : 455-496.
- BLOWER, J. G., 1978. — Anamorphosis in the Nematophora. *Abh. Verh. naturwiss. Ver. Hamburg*, **21/22** : 97-103.
- BLOWER, J. G., 1979. — The millipede faunas of two British limestone woods. In : M. CAMATINI, *Myriapod Biology*. London, Academic Press : 203-214.
- BLOWER, J. G. & GABBUT, P. D., 1964. — Studies on the millipedes of a Devon oak wood. *Proc. Zool. Soc. London*, **143** : 143-176.
- BLOWER, J. G. & MILLER, P. F., 1977. — The life-history of the Julid millipede *Cylindroiulus nitidus* in a Derbyshire wood. *J. Zool. Lond.*, **183** : 339-351.
- BOCOCK, K. L. & J. HEATH., 1967. — Feeding activity of the millipede *Glomeris marginata* (Villers) in relation to its vertical distribution in the soil. In : O. GRAF & J. E. SATCHELL, *Progress in Soil Biology*. Amsterdam, North Holland Publ. C° : 233-240.
- BOCOCK, K. L., M. D., MOUNTFORD & HEATH., J., 1967. — Estimation of annual production of a millipede population. In : K. PETRUSEWICZ, *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*. Warsawa : 727-739.
- BRIGGS, J. B., 1961. — A comparison of pitfall trapping and soil sampling in assessing populations of two species of ground beetles. *Rep. E. Malling Res. Sta.*, **1960** : 108-112.
- CARREL, J. E., 1984. — Defensive secretion of the pill millipede *Glomeris marginata*. I. Fluid production and storage. *J. Chem. Ecol.*, **10** : 44-51.
- COTTON, M. J. & MILLER, P. F., 1974. — A population of *Cylindroiulus latestriatus* (Curtis) in sand dunes. *Symp. Zool. Soc. London*, **32** : 589-602.
- COURET, T., 1985. — Recherches sur la biologie et l'écologie de deux populations de diplopodes en forêt d'Orléans : *Polyzoniium germanicum* Brandt, 1831 et *Polydesmus angustus* Latzel, 1884. Thèse, Doctorat de 3e cycle, Ecologie, Orléans, 144 pp.
- DAVID, J. F., 1982. — Variabilité dans l'espace et dans le temps des cycles de vie de deux populations de *Cylindroiulus nitidus* (Verhoeff) (Julida). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **19** : 411-425.
- DAVID, J. F., 1983. — Contribution à l'étude des populations de Diplopodes en Forêt d'Orléans, et de leur rôle dans la dégradation de la litière. Thèse, Doctorat de 3e cycle, Ecologie, Orléans, 149 pp.
- DAVID, J. F., 1984. — Le cycle annuel du diplopode *Microchordeuma gallicum* (Latzel, 1884). *Bull. Soc. zool. France*, **109** : 61-70.
- DAVID, J. F. & CÉLÉRIER, M. L., 1993. — Nombre d'ovipositions et fécondité chez le Diplopode *Polydesmus angustus* Latzel (Polydesmida : Polydesmidae). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **316** : 225-228.
- DAVID, J. F. & POUSSARDIN, C., 1983. — L'interprétation du piégeage du Diplopode *Microchordeuma gallicum* (Latzel, 1884). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **20** : 579-587.
- DETHIER, M. & PEDROLI-CHRISTEN, A., 1983. — Diplopodes et Chilopodes d'une pelouse alpine du Parc National Suisse. *Bull. Soc. Vaudoise Sci. nat.*, **364** : 373-379.
- DRACH, A., BENEST G. & CANCELA DA FONSECA, J. P., 1981. — Analyse comparative de différents types de pièges basée sur l'étude de deux peuplements de Carabiques (Col. Carabidae). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **18** : 91-114.
- DRIFT, J. VAN DER, 1951. — Analysis of the animal community in a beech forest floor. *Tijdschr. Ent.*, **94** : 1-168.
- DUNGER, W. & ENGELMANN, H. D., 1978. — Testversuche mit immissionsgeschützten Bodenfallen für Mikroarthropoden. *Pedobiologia*, **18** : 448-454.
- DUNGER, W. & STEINMETZGER, K., 1981. — Ökologische Untersuchungen an Diplopoda einer Rasen-Wald-Catena im Thüringer Kalkgebiet. *Zool. Jahrb. Abt. Syst. Ökol. Geogr. Tiere*, **108** : 519-533.

- FAIRHURST, C. P., 1979. — The distribution of Millipedes on a Lincolnshire sand dune system. *In* : M. CAMATINI, *Myriapod Biology*. London, Academic Press : 241-250.
- FICHTER, E., 1941. — Apparatus for the comparison of soil surface arthropod populations. *Ecology*, **22** : 338-339.
- FRANKE, U. & FRIEBE, B., 1983. — Erfassung der Makrofauna eines Buchenwaldbodens mittels Handauslese und Barbenfallen. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, **1983** : 216.
- FRANKE, U., FRIEBE B. & BECK, L., 1988. — Methodisches zur Ermittlung der Siedlungsdichte von Bodentieren aus Quadratproben und Barbenfallen. *Pedobiologia*, **32** : 253-264.
- FRIEBE, B., 1983. — Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 3. *Die Käferfauna. Carolinea*, **41** : 45-80.
- GARAY, I., 1980. — Etude d'un écosystème forestier mixte. II. - Les sols. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **17** : 525-541.
- GARAY, I., MOLLON A. & FLOGAITIS, E., 1986. — Etude d'une litière forestière mixte à charme (*Carpinus betulus* L.) et chêne (*Quercus sessiliflora* Smith). II. - Succession des macroarthropodes au cours de la décomposition. *Acta Oecologica, Ecol. Gener.*, **7** : 263-288.
- GARAY, I., NAZOA S. & ABBADIE, L., 1986. — Etude d'une litière forestière mixte à charme et à chêne. I. - Décomposition de la matière organique et dynamique des éléments biogènes. *Acta Oecologica, Ecol. Gener.*, **7** : 151-169.
- GEOFFROY, J. J., 1981a. — Etude d'un écosystème forestier mixte. V. Traits généraux du peuplement de diplopes édaphiques. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **18** : 357-372.
- GEOFFROY, J. J., 1981b. — Modalités de la coexistence de deux diplopes, *Cylindroiulus punctatus* (Leach) et *Cylindroiulus nitidus* (Verhoeff), dans un écosystème forestier du Bassin Parisien. *Acta Oecologica, Ecol. Gener.*, **2** : 227-243.
- GEOFFROY, J. J., 1985. — Les diplopes d'un écosystème forestier tempéré : répartition spatio-temporelle des populations. *Bijdragen tot de Dierkunde*, **55** : 78-87.
- GEOFFROY, J. J., CÉLÉRIER, M. L., GARAY, I., RHERISSI S. & BLANDIN, P., 1987. — Approche quantitative des fonctions de transformation de la matière organique par des macroarthropodes saprophages (Isopoda et Diplopoda) dans un sol forestier à moder : protocoles expérimentaux et premiers résultats. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **24** : 573-590.
- GEOFFROY, J. J., CHRISTOPHE, T., MOLFETAS S. & BLANDIN, P., 1981. — Etude d'un écosystème forestier mixte. III. Traits généraux du peuplement de Macroarthropodes édaphiques. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **18** : 39-58.
- GILBERT, O., 1956. — The natural histories of four species of *Calathus* (Col. Carabidae) living on sand dunes in Anglesey, North Wales. *Oikos*, **7** : 22-47.
- GILLON, Y. & GILLON, D., 1976. — Comparaison par piégeage des populations de Diplopes luliiformes en zone de végétation naturelle et champ d'arachide. *Cahiers ORSTOM, sér. Biol.*, **XI** : 121-127.
- GIST, C. S. & CROSSLEY, D. A., 1973. — A method for quantifying pitfall trapping. *Environ. Entomol.*, **2** : 951-952.
- GREENSLADE, P. & GREENSLADE, P. J. M., 1971. — The use of baits and preservatives in pitfall traps. *J. Aust. Ent. Soc.*, **10** : 253-260.
- GREENSLADE, P. J. M., 1964. — Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae. *J. Anim. Ecol.*, **33** : 301-310.
- HAACKER, U., 1968. — Descriptive, experimentelle und vergleichende Untersuchungen zur Autökologie Rhein-mainischer Diplophen. *Oecologia*, **1** : 87-129.
- HEATH, J., BOCKO K. L. & MOUNTFORD, M. D., 1974. — The life-history of the millipede *Glomeris marginata* (Villers) in North-West England. *Symp. Zool. Soc. London*, **32** : 433-462.
- HUSSON, R., 1937. — Reproduction non saisonnière des polydesmides (Dipl.) des galeries de mines. *Bull. Soc. Sci. Nancy*, **7** : 195-198.
- JANATI-IDRISSI, A., 1988. — Analyse du rôle des diplopes en région méditerranéenne et influence de l'impact humain sur leurs communautés. Thèse de Doctorat, Ecologie, Montpellier III, 229 pp.
- JOOSE, E. N. G. & KAPTEIN, J. M., 1968. — Activity-Stimulating phenomena caused by field-disturbance in the use of pitfall-traps. *Oecologia*, **1** : 385-392.
- KACZMAREK, W., 1978. — Die lokomotorische Aktivität der Bodenfauna als Parameter der trophischen Struktur und der Sukzession von Waldökosystem. *Pedobiologia*, **18** : 434-441.
- KORSOS, Z., 1991. — Abundance and seasonal activity of millipedes in a dolomitic grassland community (Diplopoda). *Annls. hist.-nat. Mus. natn. Hung.*, **83** : 239-244.
- KURNIK, I., 1985. — Über Diplophen aus Barbenfallen im Bereich der Grossglockener - Hochalpenstrasse (Kärnten, Österreich). *Carinthia II*, **175** : 271-283.
- KURNIK, I., 1988. — Über Diplophen von Xerotherm und Kulturstandarten bei Albiens (Südtirol). *Ber. nat.-med. Verein Innsbruck*, **75** : 109-113.
- KURNIK, I. & THALER, K., 1985. — Weitere Diplophen-Fallenfänge in Nordtirol (Österreich) (Myriapoda : Diplopoda). *Ber. nat.-med. Verein Innsbruck*, **72** : 145-154.

- LE BERRE, J. R., 1969. — Les méthodes de piégeage des invertébrés. In : LAMOTTE, M. & BOURLIÈRE, F., *Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Paris, Masson : 55-96.
- LECORDIER, C. & BENEST, G., 1982. — Etude d'un écosystème forestier mixte. VI. Les carabiques (Col.). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **19** : 89-104.
- LOKSA, I., 1988. — Über einige Athropoden-Gruppen aus dem Biosphäre-Reservat des Pilis-Gebirges (Ungarn). 1. Die Diplopoden, Chilopoden, Weberknechte und Spinnen vom Szamar-Berg und aus der Umgebung der Löss-Wand von Basaharc. *Opusc. Zool. Budapest*, **XXIII** : 159-176.
- LUFF, M. L., 1968. — Some effects of formalin on the numbers of Coleoptera caught in pitfall traps. *Entomol. mon. Mag.*, **104** : 115-116.
- LUFF, M. L., 1975. — Some features influencing the efficiency of pitfall traps. *Oecologia*, **19** : 345-357.
- MADER, H. J. & MÜHLENBERG, M., 1981. — Artenzusammensetzung und Ressourcenangebot einer kleinflächigen Habitatsinsel, untersucht am Beispiel der Carabidenfauna. *Pedobiologia*, **21** : 46-59.
- MEYER, E., 1979. — Life cycles and ecology of high alpine Nematophora. In : M. CAMATINI, *Myriapod Biology*. London, Academic Press : 295-306.
- MEYER, E., 1980. — Ökologische Untersuchungen an Wirbellosen des zentralalpiner Hochgebirges (Obergurgl, Tirol) : IV. Aktivitätsdichte, Abundanz und Biomasse der Makrofauna. *Veröffentl. Univ. Innsbruck*, **125** : 1-54.
- MEYER, E., 1985. — Distribution, activity, life-history and standing crop of Julidae (Diplopoda, Myriapoda) in the central High Alps (Tyrol, Austria). *Holarct. Ecol.*, **8** : 141-150.
- MITCHELL, B., 1963. — Ecology of two carabid beetles, *Bembidion lampros* and *Trechus quadristriatus*. *J. Anim. Ecol.*, **32** : 377-392.
- MOLFETAS, S., 1982. — Etude d'un écosystème forestier mixte. VIII. - Les Isopodes. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **19** : 427-438.
- MOLLON, A., 1982. — Etude d'un écosystème forestier mixte. VII. - Composition et phénologie du peuplement des Diptères à larves édaphiques. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **19** : 289-306.
- MOLLON, A., 1983. — Etude d'un écosystème forestier mixte. IX. - Les Diptères édaphiques, structure temporelle du peuplement larvaire. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **20** : 367-383.
- MURDOCH, W. W., 1966. — Aspects of the population dynamics of some marsh Carabidae. *J. Anim. Ecol.*, **35** : 127-156.
- PANTIS, J. D., STAMOU G. P. & SGARDELIS, S. S., 1988. — Activity patterns of surface ground fauna in Asphodel deserts (Thessalia, Greece). *Pedobiologia*, **32** : 81-87.
- PARK, O., 1935. — Studies on nocturnal ecology. III. Recording apparatus and further analysis of activity rhythm. *Ecology*, **16** : 152-163.
- PARK, O., LOCKETT J. A. & MYERS, D. J., 1931. — Studies on nocturnal ecology with special reference to climax forest. *Ecology*, **12** : 709-727.
- PEDROLI-CHRISTEN, A., 1978. — Contribution à la connaissance du développement post-embryonnaire de *Craspedosoma alemannicum* Verhoeff et de *Xylophageuma zschokkei* Bigler (Diplopoda, Nematophora) dans une tourbière du Haut-Jura. *Rev. Suisse Zool.*, **85** : 673-679.
- PEDROLI-CHRISTEN, A., 1981. — Étude des peuplements de diplopodes dans six associations forestières du Jura et du Plateau Suisse (Région Neuchâteloise). *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. nat.*, **104** : 89-106.
- PEDROLI-CHRISTEN, A. & A. SCHOLL., 1990. — Ecological and genetic studies on parapatric *Rhymogona silvatica* Roth. and *R. cervina* Verh. (Diplopoda : Craspedosomatidae) with special reference to hybrid populations in a zone of contact. *Rev. Suisse Zool.*, **97** : 349-359.
- PEITSALMI, M., 1981. — Population structure and seasonal changes in activity of *Proteroiulus fuscus* (Am Stein) (Diplopoda, Blaniulidae). *Acta Zool. Fenn.*, **161** : 1-66.
- RUSDEA, E., 1992. — Stabilisierende Selektion bei Microphthalmen Höhlentieren : Untersuchungen zur Tages-Zeitlichen Aktivitätsverteilung und Populationsdynamik von *Lemostenus schreibersi* (Küster) (Carabidae). *Mém. Biospéol.*, **19** : 1-110.
- SAHLI, F., 1969. — Sur la biologie sexuelle (accouplement, ponte, instincts sexuels) du Diplopode *Polydesmus angustus* Latzel. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **6** : 437-445.
- SNIDER, R., 1981. — The reproductive biology of *Polydesmus inconstans* (Diplopoda; Polydesmidae) at constant temperatures. *Pedobiologia*, **22** : 354-365.
- SOUTHWOOD, T. R. E., 1978. — *Ecological Methods, with particular reference to the study of Insect populations* (2nd ed.). London, Methuen & Co.
- SPELDA, J., 1993. — Hundert- und Tausendfüsser aus Müssen der Umgebung von Oberreichenbach, Lkr. Calw (Chilopoda, Diplopoda). *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.*, **73** : 399-402.

- STEINER, P., WENZELAND, F. & BAUMERT., D., 1963. — Zur Beeinflussung der Arthropodenfauna nordwest deutscher Kartoffelfelder durch die Anwendung synthetischer Kontaktinsektizide. *Mitt. biol. BundAnst. Ld.-u. Forstw., Berlin*, **109** : 1-38.
- SZEKELYHIDY, E. H. & LOKSA, I., 1979. — Oniscoiden-, Diplopoden- und Chilopoden- Gemeinschaften im Untersuchungsgebiet "Sikfökut-Projekt" (Ungarn). *Opusc. Zool. Budapest*, **XVI** : 151-174.
- TOPPING, C. J. & SUNDERLAND, K. D., 1992. — Limitations to the use of pitfall traps in ecological studies exemplified by a study of spiders in a field of winter wheat. *J. Appl. Ecology*, **29** : 485-491.
- VAJDA, Z. & HORNING, E., 1991. — Temporal and spatial pattern of a diplopod population (*Megaphyllum unilineatum* (C.L. Koch) in a sandy grassland. *Acta Biol. Szeged.*, **37** : 75-81.
- VERHOEFF, K. W., 1928. — Diplopoda 1. In : H. G. BRONN's *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, **5**, Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft : 1-1072.
- WILLIAMS, G., 1958. — Mechanical time-sorting of pitfall captures. *J. Anim. Ecol.*, **27** : 27-35.
- WILLIAMS, G., 1959. — The seasonal and diurnal activity of the fauna sampled by pitfall traps in different habitats. *J. Anim. Ecol.*, **28** : 1-13.